REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 73, nº 1. — Avril 1966

Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz)

von

Heinrich AEBLI

Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut der Universität Zürich *

Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen.

INHALT

* *Dank.* — Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Hadorn danke ich bestens für die Leitung der Arbeit. Ebenso danke ich Herr Prof. Dr. E. Witschi für viele wichtige Hinweise. Meinen besten Dank schulde ich auch Herrn Dr. Th. Reich, Rektor der Kantosschule Glarus, der es mir ermöglichte trotz meiner Lehrtätigkeit an dieser Schule, meine Arbeit abzuschliessen. Seine mathematisch-statistischen Ratschläge haben weitgehend zum Gelingen der Dissertation beigetragen.

Mein Dank gilt weiter dem damaligen Glarner Polizeidirektor, Herrn Regierungsrat D. Stauffacher für die erteilten Ausnahmebewilligungen, meiner Mutter für ihre Mithilfe bei den Aufzuchten und meiner Frau für ihr grosses Verständnis.

Problemstellung

E. Witschi hat in verschiedenen Publikationen (1913-25) festgestellt, dass *Rana temporaria* in Mitteleuropa in zwei Rassen auftritt, die sich in der Gonadenentwicklung unterscheiden.

1. Das Verbreitungsgebiet der „differenzierten Rasse" liegt in den Alpen und in Nordeuropa. Dabei erfolgt die Differenzierung der Gonaden in direkter Richtung zu Hoden bzw. Ovarien.

2. Die „undifferenzierte Rasse" ist in Süddeutschland und im Schweizer Mittelland verbreitet. Hier machen die männlichen

Tiere eine Umwegentwicklung durch, indem ihre Gonaden zuerst mehr oder weniger zu Ovarien differenziert und erst sekundär zu Hoden umgestaltet werden. Diese Entwicklung in weiblicher Richtung kann in einzelnen Fällen so weit gehen, dass selbst beim Eintritt der Geschlechtsreife im 4. Lebensjahr die Umdeterminierung nur teilweise stattgefunden hat. So berichtet Witschi (1925) von zwei funktionstüchtigen Hermaphroditen, die neben voll entwickelten Ovarien auch Teile eines Hodens enthielten.

Bei der Geschlechtsreife ist das Geschlechtsverhältnis in beiden Rassen ungefähr 1:1 (Witschi 1914). Es ist anzunehmen, dass damit die primäre, genetisch bestimmte Geschlechtsrelation verwirklicht ist. Bis heute ist es allerdings noch nicht gelungen, bei *Rana temporaria* Geschlechtschromosomen eindeutig nachzuweisen. Doch hat schon Witschi (1922) festgestellt, dass die Zuordnung zur differenzierten bzw. undifferenzierten Rasse genetisch bedingt ist, und dass dabei die Spermien offenbar einen entscheidenden Einfluss ausüben.

Im Kanton Glarus kommt *Rana temporaria* in Meereshöhen von 400-2100 Metern vor. Dabei sind die Populationen auf zahlreiche mehr oder weniger isolierte, kleine hydrographische Einzugsgebiete verteilt.

Die vorliegende Arbeit setzt sich zum Ziel, die Rassenverteilung für eine genügend grosse Zahl von Fundplätzen zu untersuchen. Dabei geht es zunächst darum, die Verbreitung der differenzierten und der undifferenzierten Rassen festzustellen. In Laboraufzuchten soll zudem geprüft werden, ob die Geschlechtsdifferenzierung im Freiland und unter standardisierten Bedingungen übereinstimmt. Gleichzeitig geben die Laborzuchten Gelegenheit, das Tempo der Entwicklungsgeschwindigkeit bis zur Metamorphose vergleichsweise für die zu untersuchenden Fundplätze zu studieren.

MATERIAL UND METHODEN

1. Verzeichnis der Fundplätze

Das für die vorliegende Arbeit verwendete Material stammt von den in Tab. 1 aufgeführten 33 Fundorten.

Tab. 1.

Liste der Fundorte F 1-33 aufgereiht nach hydrographischen Einzugsgebieten E I-IX. H = Höhe über Meer, K = Koordinaten der Landeskarte 1:50 000, F = Freifangserien, A = Laboraufzuchtserien

E	F	H	K		
I	1. Murgtal	1630	732 100/211 750	F	A
	2. Gspon	1390	732 650/214 800	F	
	3. Mürtschenalp	1620	730 600/214 000		A
II	4. Talalpsee	1090	728 700/217 500	F	A
	5. Spanneggsee	1420	728 600/215 350		A
III	6. Altendorf	410	704 500/227 900		A
	7. Benknerriet	420	719 400/225 550	F	A
	8. Gäsi	420	727 200/220 950	F	
IV	9. Leuggelbach	550	722 150/203 850	F	A
	10. Linthal	650	719 000/197 700		A
	11. Tierfehd	790	718 200/194 650	F	A
	12. Oberblegisee	1420	719 900/204 150	F	A
	13. Urnerboden	1310	714 250/195 700	F	A
	14. Durnachtal	1310	721 900/196 350	F	A
V	15. Kies	880	725 700/204 150		A
	16. Garichte	1660	726 700/201 300	F	A
	17. Sunneberg	2090	726 000/198 900		A
	18. Engisee	2010	724 900/199 200	F	A
VI	19. Aeschen	960	732 400/198 400	F	A
	20. Wichlenalp	1320	728 200/194 450	F	A
	21. Wichlenmatt	2040	725 700/195 700		A
	22. Kühboden	1950	729 600/199 600		A
VII	23. Krauchtal	1420	735 750/204 300	F	A
	24. Gnappetriet	1530	735 600/206 000		A
	25. Schönbühl	2100	736 700/208 350		A
VIII	26. Obersee	990	719 200/216 200		A
	27. Lachenalp	1560	715 450/212 750		A
	28. Schwändital	1250	718 000/218 700	F	A
IX	29. Klöntal	880	712 900/209 000		A
	30. Richisau	1100	712 200/209 100		A
	31. Pragel	1540	708 750/206 200		A
	32. Brüschalp	1500	710 000/209 750		A
	33. Längenegg	1570	715 650/211 150		A

2. Aufzuchtmethode

a. Laichauslese

Vorversuche haben gezeigt, dass zwischen verschiedenen Gelegen des gleichen Fundorts bedeutende Unterschiede im Differenzierungsgrad bestehen können. Da wir uns im Glarnerland im Übergangsgebiet zwischen der differenzierten und der undifferenzierten Rasse befinden, ist dies zu erwarten. Der Genotypus des einzelnen Elterpaares wird meist nicht der durchschnittlichen Genfrequenz der Mischpopulation des betreffenden Standorts entsprechen. Deshalb entnahm ich die zur Aufzucht notwendigen Eier nicht einem einzigen Laichballen. Aus praktischen Gründen konnte die Auswahl aber auch nur eine beschränkte Anzahl Gelege umfassen. So wurden 10 Laichballen eines Fundortes je 12 Eier zur Aufzucht entnommen. Von den daraus sich entwickelnden 120 Larven wurden die ersten 100 metamorphosierten Tiere ausgewertet. Da nicht an allen Orten die nötige Gelegezahl zu finden war, mussten einzelne Zuchtserien aus weniger als 10 Laichballen zusammengestellt werden. Es betrifft dies die folgenden Standorte: Lachenalp Nr. 27 (nur 6 Laichballen gefunden), Linthal 10 (6), Pragel 31 (8), Brüschalp 32 (3), Längenegg 33 (6), Schönbühl 25 (3) und Kühboden 22 (5). Einzig 3 Serien wiesen eine so grosse Sterblichkeit auf, dass von den 120 angesetzten Eiern weniger als 100 Larven die Metamorphose erreichten: Gäsi 8 (nur 82 Exemplare), Kies 15 (66) und Obersee 26 (67). Für Kies 15 und Obersee 26 wurden die Aufzuchtversuche ein Jahr später mit 150 Eiern wiederholt. Die Mortalität blieb im gleichen Rahmen. Es scheint, dass sie hier standortsbedingt gross ist. Sie erstreckte sich auch auf alle untersuchten Laichballen im gleichen Masse.

b. Aufzucht und Fütterung

Um jede gegenseitige Beeinflussung durch Bewegungsreize und Ausscheidungsprodukte auszuschliessen, wurden die Tiere einzeln in Joghurtbechern von 2 dl Inhalt aufgezogen. Je Becher setzte ich 1 Ei in zimmerwarmes Wasser. Nach dem Abbau des Dotters wurden die Larven mit Brennesselpulver *(Urtica dioeca)* gefüttert, während der ersten 15 Tage alle 3 Tage, dann täglich. Es konnte

darauf verzichtet werden, das Wasser in den Gefässen zu erneuern. Vorversuche zeigten, dass 2 oder 3 Kaulquappen zusammen in einem Joghurtbecher aufgezogen, selten zur Metamorphose gelangten. Dasselbe war der Fall, wenn grosse Aquariengläser dicht besetzt wurden. Selbst bei einer Populationsdichte von nur 3 Larven pro Liter verzögerte sich die Entwicklung sichtlich. Wahrscheinlich liegt diese Tatsache in Bewegungsreizen begründet. Crowding führt zu Entwicklungsverzögerung.

Hodler (1958, unveröffentlicht) konnte zeigen, dass sich Kaulquappen in dichter besiedelten Aquarien um ein Vielfaches häufiger bewegen als in weniger besiedelten. Die Entwicklungsverzögerung im Crow beruht nicht etwa auf unterschiedlichem Nahrungsangebot. Die Crow-Tiere frassen sogar bedeutend mehr als die übrigen. Indem Hodler eine Crow-Population lediglich durch ein Gitter von Einzeltieren getrennt aufzog, konnte er auch stoffliche Beeinflussung als Grund ausschliessen.

Durch die Einzelhaltung und den Verzicht auf die Erneuerung des Wassers konnten die Bewegungsreize minim gehalten werden. Allerdings musste alle 30 Tage Wasser nachgefüllt werden, um den Verdunstungsverlust wettzumachen. Es wurde auf einheitliche Bedingungen geachtet in bezug auf Wassermenge, Belichtung, Futterangebot und Temperatur.

Das Wachstum erfolgte wegen der erhöhten Temperatur von 18° ± 3° und dem fehlenden Crowding in den meisten Fällen leicht beschleunigt im Vergleich zum Freiland mit Temperaturen von meist 10° ± 5°. Das Einsetzen der Metamorphose erfolgte hier etwa eine Woche später als im Labor.

c. *Fixierungsalter und Fixiermethode*

Zur Feststellung der Geschlechtsentwicklung war es wichtig, ein physiologisch möglichst gleichalteriges Material zu benützen. Da die Entwicklungszeiten sehr unterschiedlich sind, sowohl individuell als auch bezogen auf den Fundort, konnten die Untersuchungen nicht auf ein absolutes Larvenalter bezogen werden. Als physiologisch eindeutig definiertes „Alter“ wurde das Stadium des Vorderbeindurchbruchs gewählt. Es zeigte sich, dass bereits hier die Rassenunterschiede deutlich sind. Es ist relativ leicht *Rana temporaria* bis zur Metamorphose aufzuziehen, ohne dass

dabei eine grosse Mortalität in Kauf genommen werden muss. Die weitere Aufzucht jedoch gelingt nur schwer. So erschien aus praktischen Gründen die Metamorphose als der geeignetste Zeitpunkt zum Untersuchen der Geschlechtsdifferenzierung.

Alle 24 Stunden wurden die Zuchten kontrolliert und jene Tiere herausgelesen, bei denen ein oder beide Vorderbeine durchgebrochen waren. So erhielt ich eine grosse Einheitlichkeit. In der Körpergrösse unterschieden sich diese Tiere innerhalb der gleichen Zuchtserie und zwischen den verschiedenen Fangplätzen nur wenig (±5%). Die Freifangserien zeigten, wohl in der Folge des verschiedenen Nahrungsangebots, grössere Unterschiede (±10%).

Die Fixierung erfolgte durch Einlegen in Carnoy. Nach dreimaligem Wechsel der Fixierungsflüssigkeit in Abständen von 24 Stunden konnten die Tiere mehrere Monate ohne feststellbare Schrumpfung aufbewahrt werden. Carnoy eignet sich zur Fixierung in toto besonders gut, da es rasch eindringt. Die Tiere wurden beim Fixieren nicht brüchig und konnten so besser seziert werden, als bei Verwendung anderer gebräuchlicher Fixierungsmittel.

3. Freifänge

a. Auswahl der Freifangplätze

Hier war die Beschaffung der nötigen Anzahl Tiere im richtigen Alter schwierig. Ein Fang kam zum vorneherein nur dort in Frage, wo *Rana temporaria* ein Massenvorkommen aufweist. Da es sich aber bald zeigte, dass die Ergebnisse der Freifänge mit den Aufzuchten übereinstimmen, genügten wenige Fangplätze. Es gelang mir dann immerhin 16 Freifangserien zu beschaffen (F in Tab. 1).

An allen Standorten mit Grosspopulation konnte ich genügend Freifänge machen. Einzig in Obersee 26 und Richisau 30 war dies nicht der Fall. Neben diesen beiden sind in Tab. 1 noch 15 Standorte aufgeführt, die nur Aufzuchtserien (A) aufweisen. Dabei handelt es sich durchwegs um Fangplätze, die nur von kleinen oder mittleren Populationen besiedelt sind.

Im Obersee 26 konnten trotz jeweiliger starker Laichtätigkeit im Frühjahr, nach tagelanger Sucharbeit in den Sommern 1961-63 nur total 5 frisch metamorphosierte Tiere gefangen werden. Schon kurze Zeit nach dem Schlüpfen war jeweilen von den Kaulquappen nichts mehr zu finden. Vielleicht wurde in diesen Jahren

die Brut durch die starken Schwankungen des Seespiegels weitgehend vernichtet. In diesem Falle fragt es sich aber, woher der Amphibienreichtum dieses Sees kommt. Möglicherweise kommen in einzelnen feuchten Jahren viele Tiere auf. In niederschlagsarmen Jahren aber trocknet der See fast aus. Durch Beobachtung der Verhältnisse über Jahre hinweg werde ich versuchen, diese Frage zu klären.

Im Richisau 30 wurde das kleine, an *Rana temporaria* reiche Sumpfgebiet leider vor wenigen Jahren drainiert. Die noch vorhandenen Altfrösche laichen zur Zeit der Schneeschmelze in den Schmelztümpeln zu Hunderten, sodass die Laichballen stellenweise das Wasser weitgehend verdrängen. An vielen Stellen ist der Wassermangel so gross, dass die Eier kaum mehr aufquellen. Dort wo der Laich am dichtesten liegt, habe ich auf ca. einem Quadratmeter 200 Laichballen gezählt. Da aber schon nach wenigen Tagen die Tümpel austrocknen, geht die gesamte Brut zugrunde. Infolge dieser Standorttreue wird die Population innert weniger Jahre aussterben.

b. Das Alter der Freifänge

Im Alter sind die gesammelten Jungfrösche naturgemäss weniger homogen als die aufgezogenen. Wenn auch gelegentlich Exemplare gefunden wurden, bei denen erst ein Vorderbein durchgebrochen war, muss im allgemeinen doch angenommen werden, dass die Tiere bis zu 5 Tagen älter sein konnten. In dieser Zeitspanne findet eine deutliche Resorption des Schwanzes statt. Unter den ausgewerteten Tieren befinden sich keine solche mit deutlich resorbierten Schwänzen, sodass angenommen werden kann, dass die „Altersstreuung“ nicht mehr als 5 Tage beträgt. Wie die Versuchsergebnisse zeigen, genügte die Auswahl innerhalb dieser Zeitspanne.

4. Auswertung

a. Sektion und Zeichnen

Seziert wurde in Carnoy unter dem Binokular. Nach dem Freilegen der Gonaden wurden diese unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung mit dem Zeichenapparat auf Millimeterpapier skizziert. Dabei ergab sich eine 60-fache Vergrösserung.

b. Form der Gonaden als Kriterium der Geschlechtsdifferenzierung

In der Gonadenform treten bedeutende Unterschiede qualitativer und quantitativer Art auf. Neben weitgehend differenzierten Hoden und eindeutigen Ovarien finden sich alle Zwischenstufen,

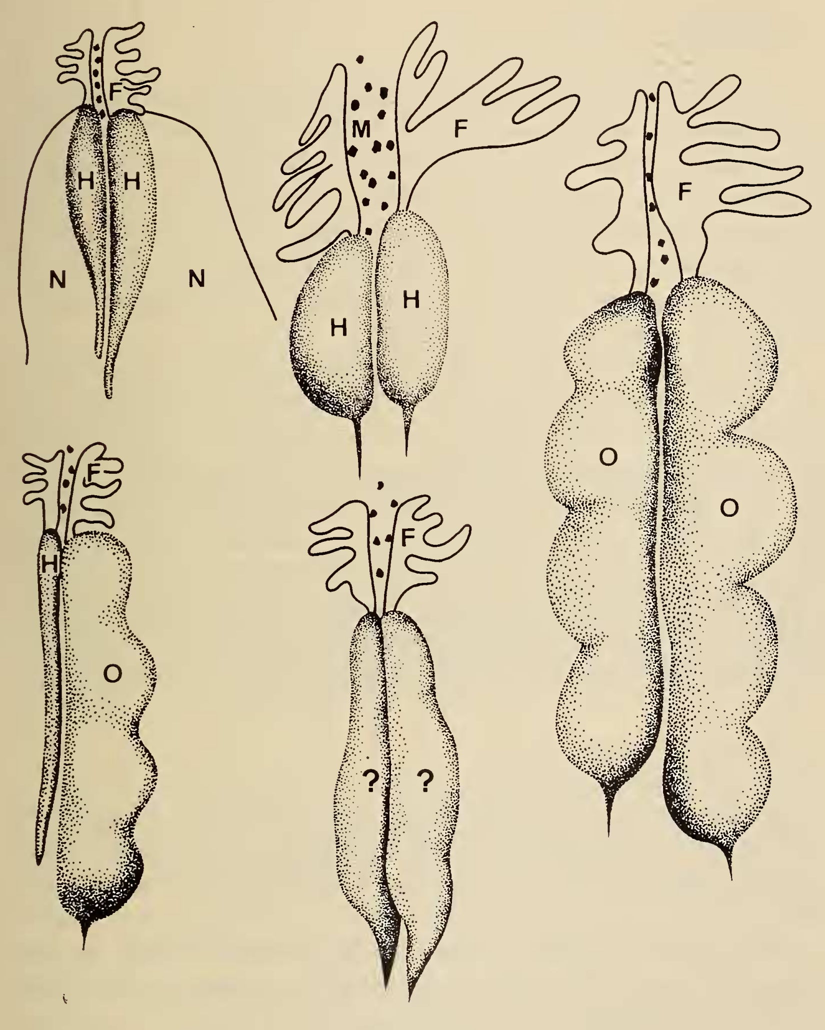


Abb. 1.

Formtypen von Hoden (H) und Ovarien (O) zur Zeit der Metamorphose. Mit? ist eine nicht eindeutig zu klassifizierende Zwischenform bezeichnet. M = Melanophoren, F = Fettkörper, N = Niere. Vergrösserung 60×

die meist bei äusserer Ansicht nicht dem einen oder andern Geschlecht zugeordnet werden können. Abb. 1 zeigt eine Auswahl der vorkommenden Formen. In zwei Fällen fand ich „Hermaphroditen". Eine Gonade war bereits weitgehend zum Hoden umgestaltet, während die andere noch ein Ovar war.

c. Ausmessen

Die auf Millimeterpapier gehaltenen Protokollskizzen der Gonaden wurden planimetriert durch Auszählen der Quadratmillimeter (Genauigkeit ± 10 mm^2). Bei dem zu erwartenden Zeichenfehler würde ein genaueres Planimetrieren nur ein scheinbar besseres Ergebnis zeigen. Zudem wird ohnehin statt des Volumens nur die Umrissgrösse berücksichtigt. Volumen und Umriss sind zwar korreliert, doch müssen auf Grund der Formverschiedenheiten Abweichungen in Kauf genommen werden.

Das grosse vorliegende Material verunmöglichte es praktisch, die Geschlechtsunterschiede auf Grund von Schnittserien festzustellen. Unser Vorgehen erscheint aber umso eher gerechtfertigt, als schon Witschi (1914) festgestellt hat, dass kleine Gonaden zur Zeit der Metamorphose als Hoden differenziert sind, grosse aber als Ovarien, die Eifollikel enthalten. Eifollikel konnten häufig auch bei genauerer äusserer, mikroskopischer Inspektion gut erkannt werden. Dass die gewählte Methode eine richtige Information ergibt, zeigt sich in der bimodalen Verteilung für Fundorte, die ihrer Lage entsprechend differenzierte Rassen erwarten lassen.

d. Statistische Auswertung

Nach unsern Voraussetzungen muss sich für differenzierte Rassen eine zweigipflige, für undifferenzierte eine eingipflige Verteilung ergeben. Dies ist, wie Abb. 2 zeigt auch tatsächlich der Fall.

Die beiden Gonaden wurden einzeln berücksichtigt, da sich innerhalb eines Individuums gelegentlich deutliche Unterschiede ergeben. Abb. 1 zeigt ein solches Beispiel.

In Abb. 2 ist bei der undifferenzierten Rasse der Gipfel der Kurve stark nach rechts verschoben. Die Gonaden sind also alle verhältnismässig gross. Sie haben sich alle in der Richtung eines

Ovars entwickelt. Die Männchen haben sich noch nicht differenziert. Die Rückbildung der Ovarien zu Hoden steht also noch bevor.

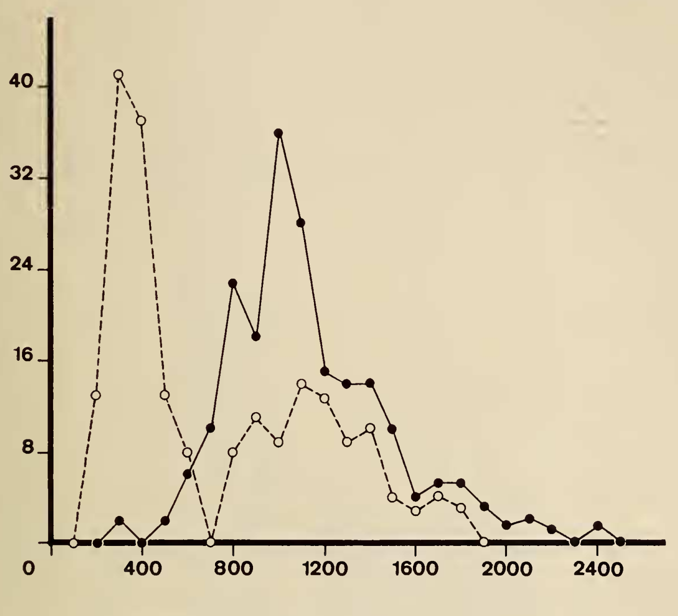


ABB. 2.

Beispiel der Variabilität der Gonadengrösse (Abszisse in planimetrischen Masseinheiten) für eine differenzierte Rasse, Gnappetriet, 24 (unterbrochene Kurve) und eine undifferenzierte Rasse, Brüschalp, 32 (ausgezogene Kurve). Ordinate = Gonadenzahl der betreffenden Klassengrösse. Kategorien von 100 zu 100 mm².

Die differenzierte Rasse zeigt einen hohen, schlanken Gipfel im Bereich von 300-400 mm², die Männchen darstellend. Im weiblichen Bereich ist, durch die lineare Darstellung bedingt, die Streuung in die Breite bedeutend grösser, sodass sich ein niedriger, flacher Gipfel ergibt. Die Trennung der Gipfel ist deutlich. Also sind zu diesem Zeitpunkt die Männchen bereits von den Weibchen gesondert. Es liegen 56% der Gonaden im männlichen und 44% im weiblichen Bereich. Bei einem erwarteten Geschlechtsverhältnis von 1: 1 ergibt der Chi-Quadrat-Test einen Wert von 2,88, also ein Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 5%. Die statistische Sicherung ist also gut.

Eine fiktive Trennung von Männchen und Weibchen, wie wir sie benötigen, um den Grad der Differenzierung festzustellen,

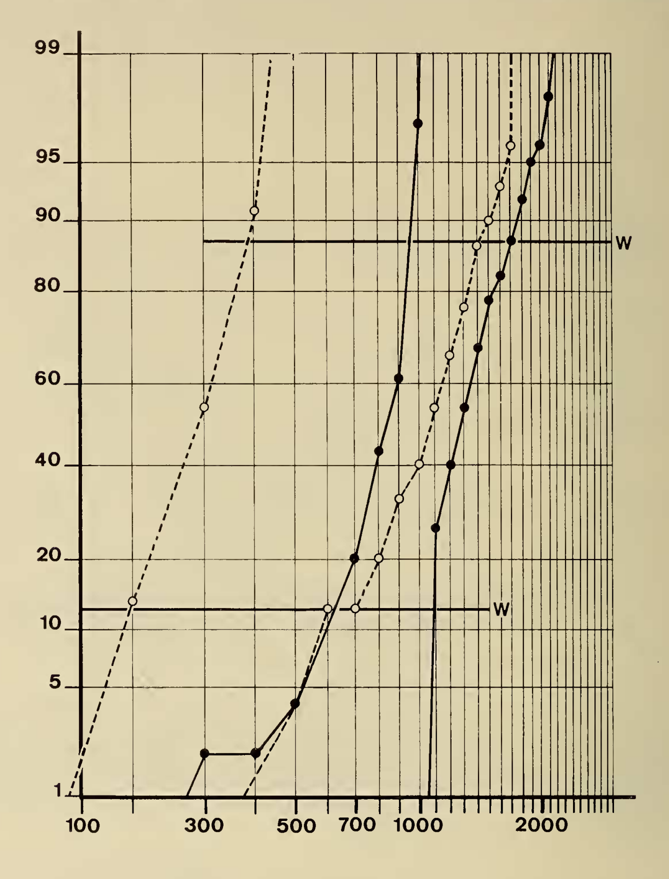


Abb. 3.

Beispiel der Verteilung der Gonadengrösse einer undifferenzierten Rasse, Brüschalp 22 (ausgezogene Kurven) und einer differenzierten Rasse, Gnappetriet 24 (unterbrochene Kurven) in Summendarstellung auf Gauss'schem Wahrscheinlichkeitspapier. Abszisse: logarithmisch in planimetrischen Masseinheiten. Ordinate: prozentuale Verteilung fiktiv nach Hoden und Ovarien getrennt. Horizontale Linien (W): empirische Wahrscheinlichkeitsgrenzen (12,5% und 87,5%).

kann damit erreicht werden, dass willkürlich eine Gonadenserie in zwei gleiche Hälften aufgeteilt wird. Auf Gauss'schem Wahrscheinlichkeitspapier in Summendarstellung aufgetragen und als je 100% angenommen, ergeben sich so zwei getrennte

Kurven, deren Abstand vom Grad der Differenzierung abhängt (Abb. 3). Die Schiefe der Glockenkurve wird dabei durch die Wahl einer logarithmischen Abszisse ausgeglichen. Ein vergleichbares Mass des Differenzierungsgrades ergibt sich aus der Integration der Fläche zwischen den beiden Kurven innerhalb der empirischen Streuungsgrenzen von 12,5% und 87,5%. Je differenzierter die Rasse, desto weiter liegen die Kurven auseinander, desto grösser also die dazwischenliegende Fläche. Diese ausgemessene Fläche dient im folgenden als Kriterium des Differenzierungsgrades einer Rasse.

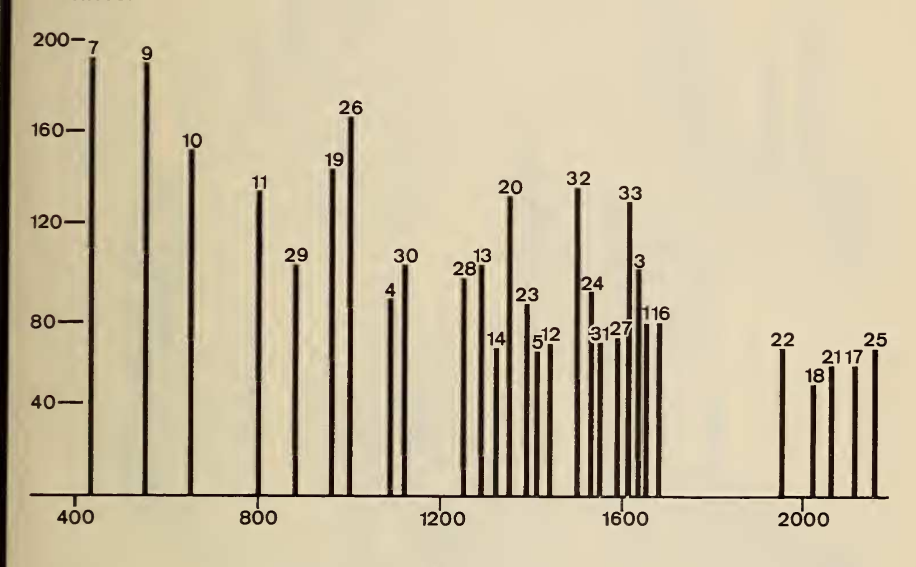


Abb. 4.

Zusammenstellung der Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres. Abszisse = Meereshöhe des entsprechenden Fundortes. Ordinate = Zuchtdauer in Tagen. Am Säulenkopf die Nummer des betreffenden Fundortes (nach Tab. 1 und Abb. 6).

ERGEBNISSE

1. Vergleich der Aufzuchtgeschwindigkeiten

a. Abhängigkeit von der Meereshöhe

Aus den Abb. 4 und 5 ist eine deutliche Korrelation zwischen der Meereshöhe eines Fundortes und der Entwicklungsgeschwindig-

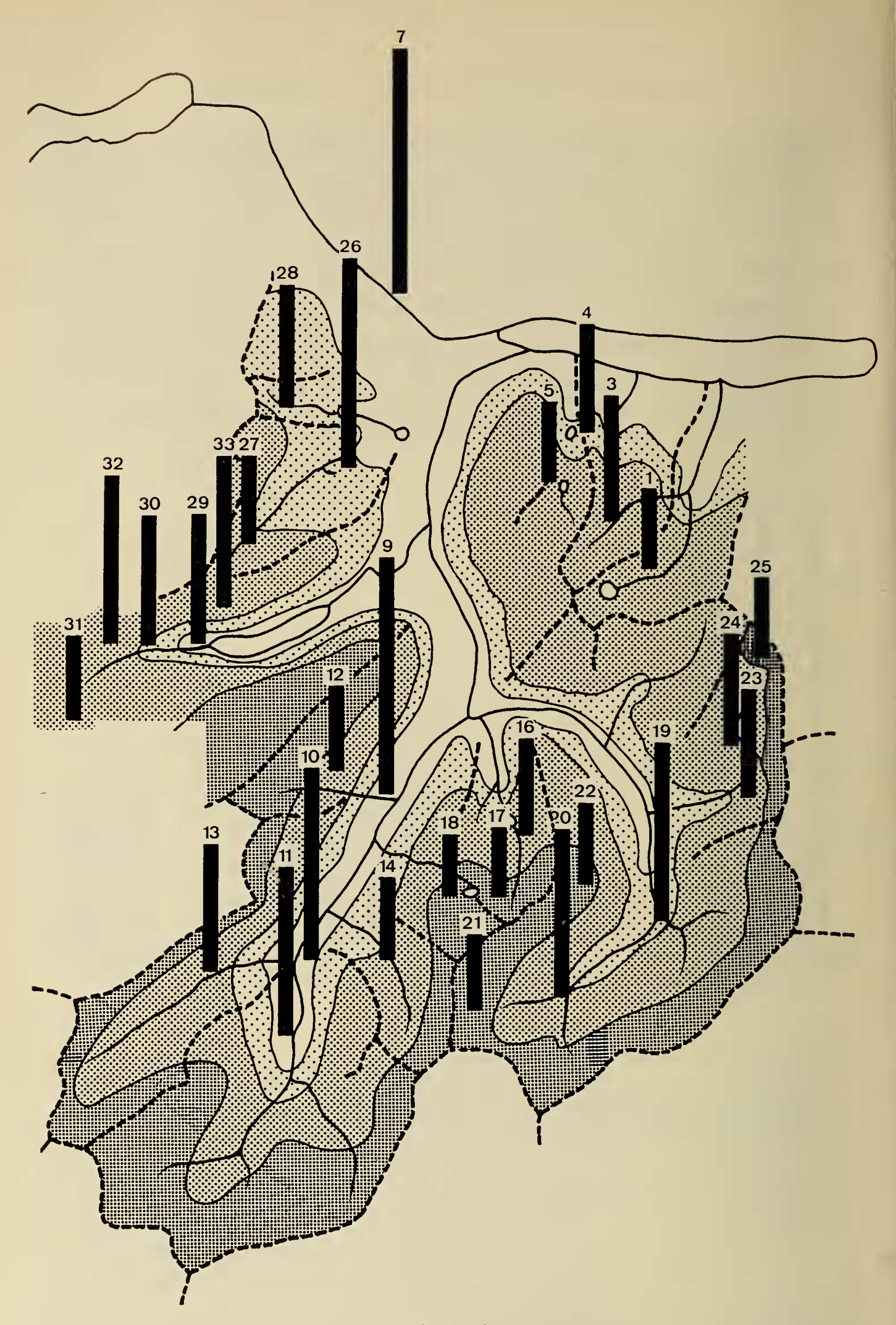


ABB. 5.

Zusammenstellung der Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres nach geographischer Verteilung der Fundplätze. Die Säulenhöhe entspricht der Aufzuchtzeit (10 Tage = 1,7 mm). Die Stärke der Punktierung entspricht den Höhenstufen nach Tab. 2: bis 900 m nicht punktiert, 900-1300 m schwach punktiert, 1300-1800 m mittel punktiert, über 1800 m stark punktiert.

keit ersichtlich. Während es bei den aus der Talsohle (400-600 m Meereshöhe) stammenden Laichen 5 Monate dauert, bis die ersten 100 Tiere in die Metamorphose eingetreten sind, benötigen Serien aus 2000 m Höhe nur 2 Monate, die Abstufung ist mehr oder weniger kontinuierlich. Dabei werden gewisse Schranken nicht überschritten, So weisen beispielweise unter 1100 m alle Fundorte Entwicklungszeiten von mehr als 100 Tagen auf, während umgekehrt über 1600 m alle unter 100 Tagen liegen. Nach Höhenstufen gegliedert ergeben sich die in Tab. 2 zusammengestellten Durchschnittswerte.

Tab. 2.

Durchschnittliche Labor-Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres einer Serie, gegliedert nach Höhenstufen. H = Höhenlage in m.ü.M. D = durchschnittliche Aufzuchtzeit aller Serien der betreffenden Höhenstufe. M = Serie mit der längsten bzw. kürzesten Entwicklungszeit. S = Anzahl Serien.

H	D	M	S
bis 900 m	153,4 Tage	192/103 Tage	5
900-1300 m	118,4 Tage	166/85 Tage	5
1300-1800 m	88,9 Tage	136/62 Tage	14
über 1800 m	59,0 Tage	64/47 Tage	5

Diese Aufzuchtzeiten stimmen annähernd mit den Entwicklungszeiten im Freien überein. So konnte ich jeweilen kurze Zeit nach den im Zuchtversuch einsetzenden Metamorphosen auch die ersten Jungfrösche im Freien fangen.

Das Entwicklungstempo ist genetisch fixiert und scheint vom Zeitpunkt der Schneeschmelze abhängig zu sein. Diese beginnt an den höchst gelegenen Fundorten in Juli, im Tal dagegen bereits im März oder April. Das erste Zufrieren der Sümpfe erfolgt dagegen auf den Höhen und im Tal ungefähr gleichzeitig, meist Ende September, Anfang Oktober. Da die Vegetationsperiode im Gebirge kurz ist und *Rana temporaria* im larvalen Stadium nicht überwintert, bleibt diesen Tieren nur ca. 2 Monate zum Erreichen der Metamorphose. Dies übt naturgemäss einen starken Selektionsdruck in Richtung der Entwicklungsbeschleunigung aus.

Die Laichablage hängt allein vom Moment des Auftauens der Tümpel ab. Diese liegen alle in Mulden und weisen ähnliche Besonnungsverhältnisse auf. Entscheidend für den Zeitpunkt ist daher das Nachlassen der Nachtfröste im Vorsommer. Dabei spielen die über längere Zeit verteilten Durchschnittstemperaturen die entscheidende Rolle. Als Folge davon wird die Korrelation zur Höhenlage deutlich. So kommt es nur selten vor, dass an einem tiefer gelegenen Fundort später gelaicht wird als weiter oben. Solche „Umkehrungen“ haben nach meinen Beobachtungen die Dauer einer Woche nie überschritten.

Nach dem Gesagten ist es verständlich, dass Schneeschmelze, Entwicklungszeit und Höhe über Meer korreliert sind. Als Regel für den Zeitpunkt der Laichablage kann gelten:

im April unter 900 m
im Mai bis 1300 m
im Juni bis 1800 m
im Juli über 1800 m

Da der Abschluss der Larvalzeit in allen Höhenlagen etwa im September erfolgt, sind mit zunehmender Höhe die Entwicklungszeiten parallel zur verschobenen Laichablage verkürzt. Die Durchschnittszahlen ergeben die in Tab. 3 zusammengestellten Werte.

Tab. 3.

Durchschnittliche Labor-Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres einer Serie, gegliedert nach Laichmonaten. D = Durchschnittliche Aufzuchtzeit aller Serien des betreffenden Laichmonats. M = Serie mit der längsten bzw. kürzesten Entwicklungszeit. A = Anzahl der Serien. Z = Monat der Laichablage.

Z	D	M	A
April	154 Tage (5 Mt.)	192/103 Tage	5
Mai	120 Tage (4 Mt.)	166/63 Tage	10
Juni	88 Tage (3 Mt.)	136/47 Tage	10
Juli	63 Tage (2 Mt.)	78/55 Tage	4

Diese unterschiedlichen Entwicklungszeiten sind genetisch bedingt. Nur so lässt sich erklären, dass sie sich in der Laborzucht gleich manifestieren wie im Freiland.

b. Unabhängigkeit vom hydrographischen Einzugsgebiet

Infolge Wanderbewegungen von Fröschen und Verschleppung von Kaulquappen müsste sich innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes (vergl. Abb. 6 I-IX) ein homogeneres Bild ergeben, als dies den durchschnittlichen Werten jeder Höhenstufe entspräche. Tab. 4 zeigt aber, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit vom hydrographischen Einzugsgebiet unabhängig ist.

Tab. 4.

Durchschnittliche Labor-Aufzuchtzeit in Tagen, gegliedert nach hydrographischen Einzugsgebieten I-IX nach Tab. 1 und Abb. 6. D = Gesamtdurchschnitt der betreffenden Höhenstufe.

	unter 900 m	900-1300 m	1300-1800 m	über 1800 m
D	153,4	118,4	88,9	59,0
I	—	—	86,5	—
II	—	85	62	—
III	192	—	—	—
IV	157	—	76	—
V	—	—	76	51
VI	—	144	132	60
VII	—	—	85	62
VIII	—	135	70	—
IX	103	103	111	—

Da für die Durchschnittsberechnungen der einzelnen Höhenstufen innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes nur 1-3 Serien zur Verfügung standen, sind die zufällig zu erwartenden Abweichungen vom Gesamtdurchschnitt verhältnismässig gross. Unter Berücksichtigung dieser Tatsache erscheinen in Tab. 4 einzig die Werte der hydrographischen Einzugsgebiete Sernftal IV und Klöntal IX auffallend.

Beim Sernftal ist die Zuchtdauer der Serien Aeschen 19 mit 144 Tagen und Wichlenalp 20 mit 132 Tagen verhältnismässig lang. Da Aeschen 19 mit 990 m Meereshöhe nur knapp in die 2. Höhenstufe gehört, kann diese Zahl zufällig sein. In der 1. Höhenstufe würde sie unter dem Durchschnitt von 153,4 liegen. Entsprechend erreicht auch die Säule für Aeschen 19 in Abb. 4 keine auffallende Höhe. Wichlenalp 20 mit 1320 m über Meer liegt ebenfalls an der untern Grenze der zugehörigen Höhenstufe. Ausserdem handelt es sich hier um ein verhältnismässig kleines Vorkommen mit nur wenig Laichen (ca. 20-30), was Zufälligkeiten naturgemäss erleichtert.

Beim hydrographischen Einzugsgebiet Klöntal IX ist der Wert der Serie Klöntal 29 sehr niedrig im Vergleich zum Gesamtdurchschnitt der untersten Höhenstufe. Die Serie stammt aber aus 880 m Höhe, könnte also ebensogut zur 2. Höhenstufe gerechnet werden. Dort erschiene der Wert wesentlich weniger extrem. Ausserdem handelt es sich hier um einen ausgesprochenen Kaltwasserstandort, von dem im nächsten Abschnitt noch die Rede sein wird (S 19). Der zu hohe Durchschnittswert der 3. Höhenstufe liegt vor allem in den beiden hohen Werten Brüschalp 32 mit 135 Tagen und Längenegg 33 mit 131 Tagen begründet. Auf Brüschalp 32 wurden aber nur 3 Laichballen und auf Längenegg 33 nur deren 6 gefunden, sodass diese Werte nicht für eine grosse Population repräsentativ sind und auf zufälligen Abweichungen beruhen können.

Wie Tab. 4, so zeigen auch Abb. 4 und 5 die Unabhängigkeit vom hydrographischen Einzugsgebiet. Eine Abhängigkeit müsste daran ersichtlich sein, dass die Säulen aus gleichen Einzugsgebieten einander ähnlicher wären, als jene entfernterer Standorte. Eine solche Gesetzmässigkeit kann aber nicht festgestellt werden.

c. Abhängigkeit vom Lokalklima

Die Standortstreue von *Rana temporaria* kann dazu führen, dass sich in einzelnen ökologischen Nischen eindeutig abgrenzbare Populationen ausbilden. Als Beispiel dafür darf die Serie Klöntal 29 angesehen werden. Unter den April-Laichern handelt es sich

um die Serie mit der kürzesten Labor-Aufzuchtzeit (nur ca. 65% des übrigen Durchschnitts). Im Herbst findet man dagegen an diesem Standort im Freien noch relativ viele Kaulquappen, welche die Metamorphose nie erreichen und mit dem Einfrieren des Tümpels zu Grunde gehen. Die Population befindet sich an einem ausgesprochenen Kaltwasserstandort in einer ehemaligen Fischbrutanstalt an einem Bergbach. Durch die Entwicklungsverzögerung, auf Grund der Kaltwassereinwirkung während des ganzen Jahres, kommen im Herbst nicht alle Kaulquappen bis zur Metamorphose. Vor dem Bau des Fischteiches laichte hier der Frosch nicht, da der Biotop ungeeignet gewesen sein musste. So steht diese junge Population noch nicht im Gleichgewicht. Die Besiedlung muss von den umliegenden Warmwasserstandorten aus erfolgt sein. Die Selektion hatte offenbar noch zu wenig Zeit, sich voll auszuwirken, so dass Gene, die eine längere Entwicklungszeit bedingen, gelegentlich noch manifest werden können. Die dauernd tiefe Wassertemperatur des Fundplatzes hat zur Folge, dass eine starke Selektionswirkung in Richtung einer Entwicklungsbeschleunigung festzustellen ist. Dies konnte sich bereits innerhalb der wenigen Jahrzehnte, da der Fischweiher besteht, deutlich auswirken. Ich werde die Entwicklung der Population in den nächsten Jahren aufmerksam verfolgen.

Die Serie 29, Klöntal ist die einzige aus ausgesprochen kaltem Wasser. Damit vergleichbar ist einzig noch Serie Tierfehd 11. Eine kalte Quelle bildet hier den Kern des Laichgebietes. Die Randsümpfe aber erwärmen sich im Sommer bedeutend und bilden das Milieu für ein gutes Aufkommen der Brut. Die Abweichung beträgt nur 16% von der durchschnittlichen Labor-Aufzuchtzeit der April-Laicher, was kaum signifikant ist.

Klöntal 29 und Tierfehd 11, als einzige Kaltwasserstandorte aller untersuchten Fundplätze zeigen ausnahmweise eine deutliche Verschiebung zwischen Metamorphose im Labor und im Freien. Sie beträgt bei Serie Klöntal 29 ca. 4 Wochen und bei Serie Tierfehd 11 ca. 3 Wochen.

Ein Einfluss des Lokalklimas wird nur in diesen Extremfällen deutlich, da die übrigen Laichgewässer klimatisch sehr ähnliche Bedingungen aufweisen. Entscheidend für die genetisch fixierte Dauer der Aufzucht bleibt daher der Zeitpunkt der Frühjahrsschneeschmelze.

2. Mortalität

Tab. 5.

*Zusammenstellung der Mortalität aller Labor-Aufzuchtserien gegliedert nach Aufzuchtzeiten (A) in Tagen. F = Fundort mit zugehöriger Nr. (nach Tab. 1). H = Höhe über Meer. M = Mortalität in Prozenten der metamorphosierten Tiere. * von den angesetzten Eiern haben nicht 100 Exemplare die Metamorphose erreicht.*

F	H	A	M
18. Engisee	1990	47	1
17. Sunneberg	2090	55	2
21. Wichlenmatt	2040	56	1
25. Schönbühl	2100	62	—
5. Spanneggsee	1420	62	2
14. Durnachtal	1320	63	4
22. Kühboden	1950	64	—
31. Pragel	1550	65	4
12. Oberblegisee	1420	66	3
27. Lachenalp	1560	70	—
1. Murgtal	1630	74	10
16. Garichte	1570	76	—
23. Krauchtal	1390	82	4
4. Talalpsee	1190	85	4
24. Gnappetriet	1530	88	2
28. Schwändital	1250	94	14
3. Mürtschenalp	1620	99	5
13. Urnerboden	1300	100	18
30. Richisau	1100	103	10
29. Klöntal	850	103	15
33. Längenegg	1560	131	—
20. Wichlenalp	1330	132	16
11. Tierfehd	790	133	4
32. Brüschalp	1540	136	6
19. Aeschen	960	144	27
10. Linthal	660	151	9
26. Obersee	990	166	34
9. Leuggelbach	560	188	19
7. Benknerriet	420	192	35
8. Gäsi	420	—	38 *
15. Kies	880	—	54 *

Die Korrelation zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit und Mortalität ist auffallend. Je kürzer die Aufzuchtdauer ist, desto kleiner ist auch die Mortalität. Diese Tatsache ist zu erwarten, da bereits eine kurze Aufzuchtzeit auf eine erhöhte Vitalität schlies-

sen lässt. In Tab. 6 ist die durchschnittliche Mortalität für vergleichbare Aufzuchtzeiten zusammengestellt.

TAB. 6.

Durchschnittliche Mortalität (M) in Prozenten der metamorphosierten Tiere, zusammengestellt nach Labor-Aufzuchtzeiten in Monaten (A). S = Anzahl der Serien.

A	M	S
unter 2 Monate	1,3	3
2-3 Monate	7,9	12
3-4 Monate	12,4	5
4-5 Monate	10,6	5
über 5 Monate	32,5	6

Da die Aufzuchtgeschwindigkeit von der Höhe abhängt, ergibt sich auch eine Korellation zwischen Meereshöhe und Mortalität (Tab. 7).

TAB. 7.

Durchschnittliche Mortalität (M) in Prozenten der metamorphosierten Tiere, zusammengestellt nach Höhenstufen (H). S = Anzahl der Serien.

H	M	S
unter 900 m	24,9	7
900-1300 m	17,9	6
1300-1800 m	4,1	13
über 1800 m	0,8	6

3. Vergleich zwischen Aufzucht- und Freifangserien

Nach der auf Seite 10 diskutierten Methode ergeben sich für die 13 verschiedenen Freifangserien, die zum Vergleich zur Verfügung stehen, die in Tab. 8 zusammengestellten Abweichungen von den entsprechenden Labor-Aufzuchtserien.

Tab. 8.

Vergleich aller 13 Freifangserien (F) mit den Labor-Aufzuchten (A) des entsprechenden Fundortes (O) im Bezug auf den Differenzierungsgrad in Einheiten (S 12). D = Differenz Aufzucht-Freifang.

O	A	F	D
1. Murgtal	30,8	29,6	+ 1,2
4. Talalpsee	27,5	20,3	+ 7,2
9. Leuggelbach	27,2	27,1	+ 0,1
11. Tierfehd	33,1	28,8	+ 4,3
12. Oberblegisee	24,8	19,6	+ 5,2
13. Urnerboden	27,6	19,4	+ 8,2
14. Durnachtal	23,6	26,8	— 3,2
16. Garichte	26,3	25,2	+ 1,1
18. Engisee	32,6	30,0	+ 2,6
19. Aeschen	29,5	27,5	+ 2,0
20. Wichlenalp	27,1	23,6	+ 3,5
24. Gnappetriet	41,2	31,6	+ 9,6
28. Schwänditai	32,8	28,7	+ 4,1
		Durchschnitt	+ 3,5

Auffallend ist der durchwegs geringere Differenzierungsgrad der Freifangserien, im Durchschnitt 3,5 Einheiten, mit der einzigen Ausnahme des Fundplatzes Durnachtal. Die Einheiten entsprechen dem Flächenintegral zwischen der Kurve der männlichen und der weiblichen Tiere in der Gauss'schen Summendarstellung (Abb. 3). Beim gewählten Massstab sind es cm². Deutliche Abweichungen von mehr als 5 Einheiten weisen aber nur die Fundplätze Talalpsee 4 (7,2 Einheiten), Oberblegisee 12 (5,2), Urnerboden 13 (8,2) und Gnappetriet 24 (9,6) auf. Alle andern sind nur unwesentlich weniger differenziert als die entsprechenden Aufzuchtserien.

Es bestehen zwei mögliche Erklärungen für die als signifikant zu betrachtenden Abweichungen. Entweder beruhen sie auf exogenen Ursachen (Temperatureinflüsse, Belichtungsverhältnisse, Unterschiede im Nahrungsangebot, etc.), oder dann sind es populationsendogene Faktoren (gegenseitige stoffliche Beeinflussung). Keiner der exogenen Faktoren erklärt die Unterschiede in den

Abweichungen von einem Fundort zum andern genügend. Die Vergleichsbasis der standardisierten Zuchten darf als aequivalent gelten, abgesehen vom Eimaterial, das ev. umweltbedingt verschieden sein könnte. Doch ergaben sich keine Anhaltspunkte für diese Annahme. Dagegen stammen die 4 Serien deren Abweichungen mehr als 5 Einheiten betragen von denjenigen 4 Fundorten, welche die grösste Populationsdichte aufweisen. Diese Tatsache deutet auf gegenseitige stoffliche Beeinflussung hin. Der grosse Populationsdruck führt zum Absterben vieler Tiere (Nahrungsmangel, mechanische Verletzungen etc.). Die Leichen werden von den überlebenden Individuen aufgefressen. Damit kommen auch hormonale Zellprodukte von Hypophysen, Schilddrüsen und Gonaden in den Stoffwechsel der Kannibalen. So ergäbe sich die Möglichkeit eines hormonalen „Ausgleichs", der durch Aufnahme von Ausscheidungsprodukten anderer Individuen noch verstärkt werden könnte. Je niedriger das Nahrungsangebot an Orten mit grosser Populationsdichte, desto stärker der Kannibalismus, desto grösser auch der hormonale „Ausgleich" und desto undifferenzierter erscheint demzufolge die Population. Deshalb weisen Fundorte mit starker Verschlammung, also mit genügendem Nahrungsangebot, nur kleine Abweichungen zwischen Freifang- und Labor-Aufzuchtserien auf. Beispiele: Murgtal 1 (1,2 Einheiten), Leuggelbach 9 (0,1), Durnachtal 14 (—3,2), Garichte 16 (1,1), Engisee 18 (2,6) und Aeschen 19 (2,0). Da die Aufzucht individuell erfolgt, wird verständlich, dass der Grad der Differenzierung bei den Aufzuchten grösser ist als bei den Freifängen, wo auch geschlechtsfremde Partner gefressen werden.

Grundsätzlich sind die Ergebnisse der Freifangserien die gleichen wie jene der Labor-Aufzuchtserien, da ein allfälliger hormonaler „Ausgleich" nur teilweise erfolgen könnte und weit hinter der individuellen Hormonwirkung zurückbliebe. Im einzeln aufgezogenen Individuum wird der Erbeinfluss deutlicher sichtbar als in der Population mit dauernder, gegenseitiger stofflicher Beeinflussung. So treten die Unterschiede in den Aufzuchtserien deutlicher in Erscheinung als bei den Freifängen. Darum werden nur Laborzuchten zur Klassifizierung der verschiedenen „Rassenkreise" herangezogen. Dies hatte ausserdem den Vorteil, dass mehr Fundplätze verglichen werden konnten, da ja Metamorphosestadien im Freien nur an Orten mit grosser Populations-

dichte in genügender Zahl gefangen werden konnten. Dagegen kann man Laich leicht auch an Orten finden, wo *Rana temporaria* verhältnismässig selten ist.

Da keine grundsätzlichen Unterschiede im Vergleich von Labor-Aufzuchten und Freifangserien auftreten, darf angenommen werden, dass der Differenzierungsgrad in erster Linie genetisch bedingt ist.

4. Verteilung der verschiedenen Mischrassen

Die nach der auf Seite 10 beschriebenen Methode berechneten Differenzierungsgrade sind in Abb. 6 graphisch zusammengefasst.

a. Abhängigkeit von der Meereshöhe

Eine solche besteht nur insofern, als für die beiden Fangplätze der Linthebene, Benknerriet 7 und Gäsi 8, und jenen am Zürichsee, Altendorf 6, eindeutig undifferenzierte Rassen nachgewiesen sind. Innerhalb des eigentlichen Glarnerlandes besteht dagegen keine Relation zwischen Meereshöhe und Differenzierungsgrad (Tab. 9).

Tab. 9.

Durchschnittlicher Differenzierungsgrad (D) in Einheiten (S 12) zusammengestellt nach Höhenstufen (H).

H	D
unter 900 m	26,0
900-1300 m	34,5
1300-1800 m	29,6
über 1800 m	23,9

Die Klimaabhängigkeit, wie sie Witschi für den europäischen Raum nachgewiesen hat (Gebrigs- und Nordrassen differenziert, Flachland- und Südrassen undifferenziert), wirkt sich im kleinen Raum des Glarnerlandes kaum aus. Dies trotz den grossen Verschiedenheiten in den Vegetationszeiten (2-5 Monate), bedingt durch die unterschiedliche Höhenlage. Scheinbar ist die ausglei-

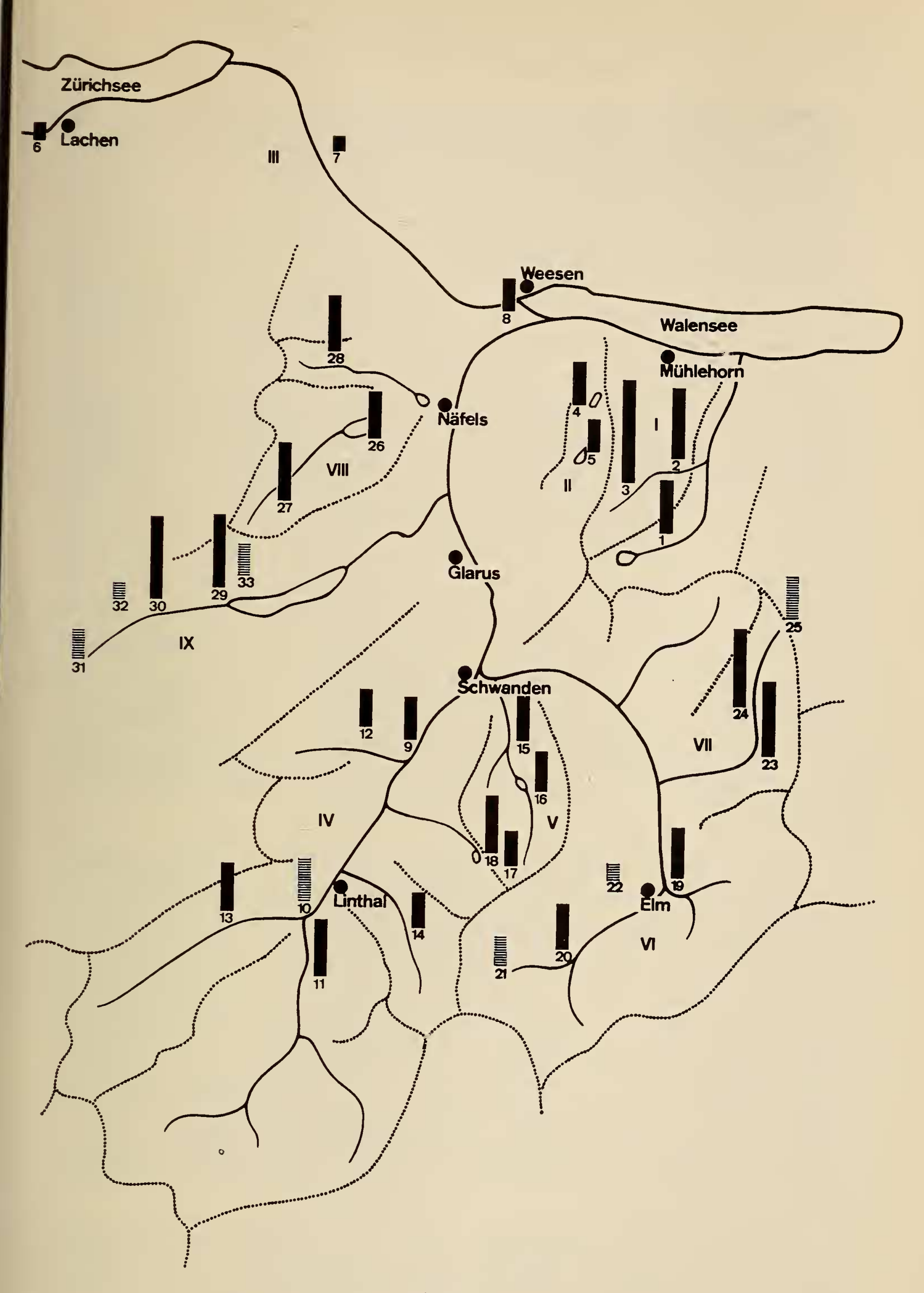


Abb. 6.

Graphische Darstellung des Differenzierungsgrades aller Aufzuchtserien in geographischer Verteilung. Die Säulenhöhe entspricht dem Differenzierungsgrad in Einheiten (S 12). 1 Einheit = ¼ mm, gekürzt um die ersten 10 Einheiten. 1-33 = Nr. des Fundortes nach Tab. 1. I-IX = Rassenkreise. ..... = Wasserscheiden. Unterbrochene Säulen = Fundplätze mit weniger als 10 Laichballen.

chende Wirkung der Genverschleppung im kleinen Raum so stark, dass eine eventuelle Selektionswirkung nicht deutlich in Erscheinung treten kann.

b. Abhängigkeit vom Einzugsgebiet

Um ein zuverlässiges Bild zu erhalten, dürfen nur Fundplätze verglichen werden, in denen *Rana temporaria* häufig ist. Die folgenden Vergleichszahlen (Tab. 10) berücksichtigen deshalb einzig jene Orte, wo ich im Frühjahr 1963 mehr als 10 Laichballen finden konnte. Diese Abgrenzung ist nur scheinbar zufällig. In Wirklichkeit ist die Grenze deutlich dadurch gekennzeichnet, dass ich nur 2 Plätze (Wichlenalp 20 und Sunneberg 17) mit 10-50 Laichballen feststellte. Sonst fand ich entweder nur einzelne Ballen, oder dann waren es meist Hunderte. In Abb. 6 sind jene Plätze mit weniger als 10 Laichballen duch eine punktierte Säule gekennzeichnet. Es sind dies: Linthal 10, Wichlenmatt 21, Kühboden 22, Schönbühl 25, Pragel 31, Brüschalp 32 und Längenegg 33. Der Rest gliedert sich deutlich in 9 verschiedene Rassenkreise, die mit 9 hydrographischen Einzugsgebieten zusammenfallen, welche durch Wasserscheiden voneinander deutlich getrennt sind (Abb. 6 und Tab. 10).

I. Rassenkreis: Murgtal. Deutlich differenzierter Rassenkreis, der aber recht inhomogen ist. Durch Abtrennen, des durch eine Wasserscheide von den übrigen Laichplätzen getrennten Murgtals 1, würde der Durchschnitt 44,6 Einheiten betragen und die Abweichungen würden auf ±6,5 Einheiten sinken. Diese sind immer noch gross, können aber verstanden werden, wenn man berücksichtigt, dass es sich bei der Serie Gspon 2 in Ermangelung einer Labor-Aufzuchtserie um eine Freifangserie handelt. Mürtschenalp 3 dagegen ist eine Aufzuchtserie. Freifangserien zeigen, wie in Tab. 8 zusammengestellt, normalerweise niedrigere Werte als Aufzuchtserien.

II. Rassengruppe: Talalpsee. Eine schwach differenzierte, gut isolierte Rassengruppe, die keine Ueberschneidungen mit angrenzenden Rassengruppen zeigt. Die Wasserscheide zum angrenzenden Rassenkreis Murgtal I wäre zwar für *Rana temporaria* kein grosses Hindernis (1840 m). Die Standorttreue verhindert aber scheinbar

eine bedeutende Vermischung durch Wanderbewegungen. Dagegen ist eine passive Verschleppung talabwärts zum Walensee möglich, wenn auch nur aus einzelnen kleinen Laichplätzen. Der Talalpsee 4 mit seiner ausserordentlich zahlreichen Froschpopulation hat nur einen unterirdischen Abfluss, sodass wohl keine Kaulquappen lebend verfrachtet werden.

Tab. 10.

Zusammenstellung des durchschnittlichen Differenzierungsgrades (Du) in Einheiten (S 12) aller Fundorte (F) mit genügender Populationsgrösse, gegliedert nach Rassenkreisen (R I-IX). Di = Differenzierungsgrad der einzelnen Serie. M = Maximale Abweichungen vom mittleren Differenzierungsgrad des Rassenkreises.

R	F	Di	Du	M
I. Murgtal	Murgtal 1	30,8		
	Gspon 2	38,1		
	Mürtschenalp 3	51,0	40,4	— 9,2/+ 11,0
II. Talalpsee	Talalpsee 4	27,5		
	Spanneggsee 5	23,5	25,5	— 2,0/+ 2,0
III. Linthebene	Altendorf 6	16,4		
	Benknerriet 7	16,8		
	Gäsi 8	22,7	18,6	— 2,2/+ 4,1
IV. Grosstal	Leuggelbach 9	27,2		
	Tierfehd 11	33,1		
	Oberblegisee 12	24,8		
	Urnerboden 13	27,6		
	Durnachtal 14	23,6	27,3	— 3,7/+ 5,8
V. Kärpfgebiet	Kies 15	27,6		
	Garichte 16	26,3		
	Sunneberg 17	24,3		
	Engisee 18	32,6	27,7	— 3,4/+ 4,9
VI. Sernftal	Aeschen 19	29,5		
	Wichlenalp 20	27,1	28,3	— 1,2/+ 1,2
VII. Krauchtal	Krauchtal 23	39,8		
	Gnappetriet 24	41,2	40,5	— 0,7/+ 0,7
VIII. Obersee	Obersee 26	28,4		
	Lachenalp 27	32,8		
	Schwändital 28	32,0	34,4	— 2,4/+ 4,0
IX. Klöntal	Klöntal 29	38,5		
	Richisau 30	43,5	41,0	— 2,5/+ 2,5

III. Rassengruppe: Linthebene. Diese Rassengruppe ist besonders deutlich von allen andern getrennt. Keiner der drei Werte überschneidet sich mit einem der andern 8 Rassenkreise. Wir haben es hier mit sehr wenig differenzierten Serien zu tun. Allerdings scheint beim Fundort Gäsi 8 mit dem für die Linthebene relativ hohen Wert von 22,7 Einheiten ein Einfluss der höher gelegenen Gebiete des Glarnerlandes feststellbar. Es ist auch sehr gut denkbar, dass Kaulquappen durch die Linth lebend bis in den Walensee gelangen.

IV. Rassengruppe: Grosstal. Eine schwach bis mittel differenzierte Rassengruppe, die relativ inhomogen ist. Sie umfasst das grösste Einzugsgebiet aller 9 Rassengruppen. Oberblegisee 12 könnte man auch als alleinstehende Rassengruppe betrachten, da *Rana temporaria* hier in einem See mit unterirdischem Abfluss laicht. Beim Durnachtal 14 handelt es sich um ein Seitental des Grosstals, das topographisch verhältnismässig gut isoliert ist, und dessen Abfluss, ein Wildbach, wohl ebenfalls wenig Kaulquappen lebend verfrachtet. Eine Ausklammerung dieser beiden Serien würde für den restlichen Rassenkreis ein bedeutend einheitlicheres Bild ergeben (Durchschnitt 29,3; maximale Abweichungen —2,1/ +3,8).

Ueberschneidungen des Rassenkreises Grosstal kommen vor mit den Rassengruppen Talalpsee II, Sernftal VI, Kärpfgebiet V und Murgtal I. Die Ueberschneidungen mit den Rassengruppen I und II sind sicher zufällig, da es sich um topographisch weit entfernte Gebiete handelt und zum Grosstal keine direkte Kommunikation besteht. Dagegen ist es wahrscheinlich, dass eine direkte Beziehung zwischen Kärpfgebiet V und Grosstal IV einerseits und zwischen Kärpfgebiet V und Sernftal VI andererseits besteht. Das Kärpfmassiv V liegt erhöht zwischen den beiden andern Gebieten. Da die Populationsdichte im Kärpfgebiet V besonders gross ist, wohl die grösste im Glarnerland überhaupt, kann eine aktive oder passive Abwanderung in die westlich und östlich dieses Gebiet begrenzenden Täler als wahrscheinlich angenommen werden. Die Durchschnittszahlen dieser 3 Rassengruppen (27,3; 27,7 und 28,3) weichen nur zufällig voneinander ab. Eine Zusammenfassung als Grossrassengruppe Glarner Hinterland wäre möglich.

V. Rassengruppe: Kärpfgebiet. Eine mässig differenzierte Rassengruppe, die wie schon erwähnt zwischen den Rassengruppen Grosstal IV und Sernftal VI vermittelt.

VI. Rassengruppe: Sernftal. Hier handelt es sich ebenfalls um eine mässig differenzierte Rassengruppe, die durchaus mit dem Grosstal IV vergleichbar ist, von diesem aber topographisch deutlich getrennt ist.

VII. Rassengruppe: Krauchtal. Eine Rassengruppe mit kleinem Einzugsgebiet, die topographisch aber gut isoliert und deshalb auch genetisch einheitlich und abgeschlossen ist. Sie weist einen hohen Differenzierungsgrad auf. Die Ueberschneidungen mit den Rassengruppen Klöntal IX und Murgtal I sind zufällig, da keine direkten Kommunikationsmöglichkeiten bestehen.

VIII. Rassengruppe: Obersee. Eine mässig differenzierte Rassengruppe, deren Werte sich nicht mit jenen angrenzender Gebiete überschneiden. Die vorkommenden Ueberschneidungen mit einzelnen Serie betreffen nur solche Rassenkreise, zu denen keine direkten topographischen Verbindungen bestehen, so dass Vermischung ausgeschlossen und die Aehnlichkeit zufällig ist.

IX. Rassengruppe: Klöntal. Eine stark differenzierte Rassengruppe, die sich wiederum mit keinen Serien angrenzender Gebiete überschneidet. Wanderbewegungen zwischen Oberseetal VIII und Klöntal IX wären allerdings möglich, da die dazwischen liegende Wasserscheide von nur 1800 m von *Rana temporaria* leicht überschritten werden könnte. Die aber trotzdem deutlich getrennten Rassengruppen zeigen einmal mehr die Standorttreue des Frosches.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass der Grad der Differenzierung in sehr hohen Masse vom Einzugsgebiet abhängt. Innerhalb des gleichen hydrographischen Einzugsgebietes nimmt der Differenzierungsgrad talabwärts im allgemeinen leicht ab. Diese Abnahme ist dort besonders schwach, wo die Kommunikationsmöglichkeiten gut sind, das heisst, dort wo die Verschleppung von Kaulquappen durch einen ruhigen Bergbach leicht geschieht. Dies führt zur Angleichung des Differenzierungsgrades der tiefer gelegenen Laichplätze an die höhern. Die Verschleppung ist eindeutig talabwärts gerichtet. Scheinbar wirkt die Standorttreue von *Rana temporaria* jeder anders gerichte-

ten Vermischungstendenz entgegen, da dabei aktive Wanderung vorausgesetzt werden müsste. *Rana temporaria* legt zwar im Laufe eines Sommers relativ weite Strecken zurück, kehrt aber im allgemeinen zur Laichzeit wieder ans gleiche Gewässer zurück (Heusser 1956). So fand ich am Matzlenstock und am Gandstock in rund 1900 m Höhe (250 m höher als der letztgelegene Laichplatz Garichte 16) im Spätsommer mehrere Frösche im Heidelbeergestrüpp. Die Tatsache, dass *Rana temporaria* im schmelzenden Schnee laicht, an Orten wo vor wenigen Jahren drainiert wurde (Richisau 30), wie auf S 8 ausgeführt wurde, zeigt die Standorttreue ebenfalls.

c. *Unabhängigkeit vom Lokalklima*

Eine Abhängigkeit vom Lokalklima (Kaltwasserstandorte, warme Sümpfe etc.) wird nirgends deutlich. Auch hier zeigt es sich wieder, dass im Gegensatz zur Aufzuchtgeschwindigkeit der Selektionsdruck — sofern überhaupt ein solcher angenommen werden muss — sich nicht unmittelbar auswirkt. Ein direkter Selektionsvorteil der differenzierten Rasse im kalten Wasser wäre nur schwer zu verstehen.

d. *Isolationswirkungen*

Kleinpopulationen sind naturgemäss genetisch stärker isoliert. Duch Zufall können grosse Abweichungen von der zugehörigen Rassengruppe vorkommen. Diese sind aber nicht repräsentativ. Besonders deutlich treten sie bei den Serien Pragel 31, Brüschalp 32 und Längenegg 33 des Rassenkreises Klöntal IX in Erscheinung. Diese 3 Serien weisen im Vergleich zum zugehörigen Rassenkreis durchwegs einen viel zu niedrigen Differenzierungsgrad auf. Die Zahl der gefundenen Laichballen ist an allen 3 Orten aber sehr klein (Pragel 31 nur 8, Brüschalp 32 3, Längenegg 33 6). Nicht auffallend ist die Abweichung beim Fundort Linthal 10 (6 Laichballen), Kühboden 22 (5) und Schönbühl 25 (3) weichen dagegen ebenfalls deutlich in der Richtung eines abnorm schwachen Differenzierungsgrades vom zugehörigen Rassenkreis ab.

In Seen mit unterirdischen Abflüssen ist die Verschleppung von Kaulquappen sozusagen unmöglich. So ist es verständlich,

dass die Rassengruppen Talalpsee II, Obersee VIII und Klöntal IX (Stausee) recht gut isoliert sind. Auch der Oberblegisee 12 hat einen unterirdischen Abfluss. Der Differenzierungsgrad ist aber hier „zufälligerweise“ gleich wie in Leuggelbach 9, wohin sich der See schliesslich entwässert.

Diskussion

Pflüger hat schon 1882 58 Jungfrösche im Alter von einem Jahr aus dem Raume Glarus in bezug auf das Geschlechtsverhältnis untersucht und dabei auf 3 weiblich differenzierte Tiere 1 Männchen erhalten. Wenn auch infolge der Kleinheit der Versuchszahl diese Untersuchungsergebnisse nicht überschätzt werden dürfen, so stimmen sie doch mit meinen Funden weitgehend überein. Bei beiden Untersuchungen hat es sich gezeigt, dass wir uns im Glarnerland in einem Gebiet mit weitgehend undifferenzierten Rassen befinden. Die Feststellung Witschis (1922), dass die Zugehörigkeit zur differenzierten bzw. undifferenzierten Rasse genetisch bedingt ist, konnte in unsern Versuchen ebenfalls bestätigt werden. Nur so können sowohl die Kreuzungsversuche Witschis, wie auch unsere Aufzuchtversuche und die gefundene Verteilung nach hydrographischen Einzugsgebieten verstanden werden. Witschi hat auf Grund von Schnittserien das Vorhandensein von Eifollikeln festgestellt und danach weibliche und männliche Tiere klassifiziert. Die statistische Auswertung auf Grund der Gonadengrösse, wie wir sie uns zum Ziel gesetzt haben, hat sich ebenfalls als gangbarer Weg erwiesen. In grossen Zügen decken sich deshalb die Ergebnisse Witschis mit unsern. Im einzelnen allerdings hat sich zudem gezeigt, dass das Gebirgsklima nicht sichtbar zugunsten der differenzierten Rasse selektioniert. Die geographische Verteilung scheint andere Ursachen zu haben. Vielleicht handelt es sich bei den differenzierten Rassen unseres Untersuchungsgebietes um Eiszeitrelikte.

Im Gegensatz zur Geschlechtsdifferenzierung, bei der eine Beziehung zur Meereshöhe innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes nicht nachgewiesen werden konnte, zeigen die Entwicklungsgeschwindigkeiten der Larven bis zur Erreichung der Metamorphose eine strenge Relation zur Meereshöhe. Hier liegt das Ergebnis der Selektionswirkung der Verkürzung der Vegetationsperiode mit zunehmender Meereshöhe vor.

Zusammenfassung

1. Im Kanton Glarus (Schweiz) und einigen angrenzenden Gebieten wurden 33 Laichplätze von *Rana temporaria* in bezug auf den relativen Grad der Geschlechtsdifferenzierung untersucht. Dabei standen total 16 Freifang- und 49 Labor-Aufzuchtserien mit je 100 Individuen zur Verfügung. Als Kriterium für den Grad der Geschlechtsdifferenzierung wurden die planimetrisch bestimmten Gonadengrössen zur Zeit der Metamorphose verwendet.
2. Parallel dazu wurden unter standardisierten Bedingungen die Aufzuchtgeschwindigkeiten der verschiedenen Standorte bestimmt. Diese decken sich weitgehend mit den Entwicklungsgeschwindigkeiten im Freien. Sie sind genetisch bedingt.
3. Mit zunehmender Höhenlage des Fundplatzes wird die Aufzuchtdauer kürzer. Sie ist positiv korreliert mit der Dauer der Vegetationsperiode am betreffenden Standort.
4. Der Grad der Geschlechtsdifferenzierung ist bei Freifängen und Labor-Aufzuchtserien ähnlich. Er ist ebenfalls genetisch bedingt. Deshalb ist er innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes gleich. In diesem kleinen Raum ist er unabhängig von der Höhenlage.
5. Die Freifänge weisen einen etwas niedrigeren Differenzierungsgrad auf als die Aufzuchten. Dies wird als Folge gegenseitiger Beeinflussung (Aufnahme von Ausscheidungsprodukten geschlechtsfremder Tiere und hormonaler Ausgleich durch Kannibalismus) gedeutet.
6. Wegen der Standorttreue von *Rana temporaria* wirken Wasserscheiden als Rassengrenzen.
7. Eine Angleichung der tiefer liegenden Laichplätze an die höhern innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes ist nachgewiesen. Dies scheint eine Folge der passiven Verschleppung von Kaulquappen zu sein.

Summary

1. Thirty-three populations of *Rana temporaria* from different drainage areas and from altitudes of 410-2100 m (Canton of

Glarus, Switzerland) have been studied with respect to the relative degree of sex differentiation and the duration of metamorphosis. 100 individuals from each spawning place were studied.

2. Development in the wild was compared with development under laboratory conditions.
3. For each locality a characteristic degree of sex differentiation was found. Gonad size served as the criterion for distinguishing differentiated from non-differentiated races. These developmental characteristics are genetically determined and characteristic for a given habitat or drainage area.
4. Duration of development from the egg to metamorphosis is closely correlated with the vegetation period at the spawning place; it varies from 2 months (in samples from 2000 m) to 5 months (in samples from 400-600 m).
5. The possible role of migration and of passive displacement on the geographical distribution of the different genotypes is discussed.

Résumé

1. Dans le canton de Glaris 33 populations différentes de *Rana temporaria* ont été étudiées en ce qui concerne la différenciation du sexe ainsi que la durée de l'intervalle entre l'éclosion et la métamorphose. Ces populations provenaient de milieux hydrographiques différents et d'altitudes variant entre 410 et 2100 m. Un échantillon de 100 individus par population a été examiné.
2. Les observations ont été vérifiées en comparant le développement des élevages standardisés dans le laboratoire avec celui des individus restés dans leur habitat naturel.
3. Pour chaque localité la différenciation du sexe a fourni un degré caractéristique. La distinction entre races différenciées et non-différenciées a été basée sur les dimensions des gonades au moment de la métamorphose. Ces caractères sont génétiquement déterminés et typiques pour chaque habitat et pour chaque milieu hydrographique.

4. La période entre l'éclosion et la métamorphose est étroitement liée à la période de végétation de l'endroit où a eu lieu la ponte. Elle varie entre 2 mois (populations provenant de 2000 m) et 5 mois (populations provenant de 400-600 m).

5. L'auteur discute le rôle possible des phénomènes de migration et de dissémination passive en ce qui concerne la répartition géographique des génotypes différents.

LITERATURVERZEICHNIS

Heusser, H. 1956. *Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltsveränderungen bei einheimischen Amphibien.* Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich. 101.

— 1961. *Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten.* Rev. suisse Zool. 68: 1-39.

— 1964. *Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte Bufo bufo L.* Mitteil. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 28.

Hodler, F. 1958. *Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von Rana temporaria L.* Rev. suisse Zool. 65: 350-359.

— 1958. *Untersuchungen über den Crowding-Effekt an Kaulquappen von Rana temporaria L.* (unveröffentlicht).

Pflüger, E. 1882. *Über geschlechtsbestimmende Ursachen und Geschlechtsverhältnisse bei Fröschen. Arch. f. ges. physiol.* 29.

Reich, T. 1964. *Idee und Praxis der medizinischen Statistik.* Huber, Bern: 159.

Savage, R. M. 1961. *The Ecology and Life History of the Common Frog.* Pitman, London: 219.

Witschi, E. 1913. *Über Geschlechtsdifferenzierung bei Rana temporaria.* Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München: 1-10.

— 1914. *Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria.* Arch. mikroskop. Anat, 86: 9-113.

— 1914. *Studien über die Geschlechsbestimmung bei Fröschen.* Arch. mikroskop. Anat. 86: 1-49.

— 1921. *Der Hermaphrodismus der Frösche.* Roux' Arch. Entwicklungsmech. 49: 316-358.

— 1922. *Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen.* Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb. lehre 19: 31-68.

— 1923. *Ergebnisse der neuern Arbeiten über die Geschlechtsprobleme bei Amphibien.* Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb. lehre 31: 287-312.

Witschi, E. 1923. *Über geographische Variation und Artbildung.* Rev. suisse Zool. 30: 457-469.

— 1924. *Die Entwicklung der Keimzellen der Rana temporaria.* Zeitschr. Zellen u. Gewebelehre 1: 523-561.

— 1924. *Die Beweise für die Umwandlung weiblicher Jungfrösche in männliche nach uteriner Überreife der Eier.* Roux' Arch. Entwicklungsmech. 102: 168-183.

— 1925. *Studien über Geschlechtsumkehr und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Amphibien.* Arch. J. Klaus-Stift. Zürich 1: 127-179.

— 1927. *Testis grafting in tadpoles of Rana temporaria and its bearing on the hormone theorie of sex determination.* Jour. Exp. Zool. 47: 270-294.

— 1929. *Studies on sex differentiation and sex determination in amphi. bians.* Jour. Exp. Zool. 52: 268-280. 54: 158-214- 56: 150-165. 58: 113-135.
